



TITLE:

27.生物における電氣的散逸構造(パターン形成,運動と統計,研究会報告)

AUTHOR(S):

都甲, 潔; 山藤, 馨

CITATION:

都甲, 潔 ...[et al]. 27.生物における電氣的散逸構造(パターン形成,運動と統計,研究会報告). 物性研究 1985, 44(3): 489-497

ISSUE DATE:

1985-06-20

URL:

<http://hdl.handle.net/2433/91590>

RIGHT:

ており、逆に言えば、CDW 全体の位相が 2π だけずれても局所的位相は同一値付近にとどまったまま準安定状態として存在できることを示す。このとき各不純物からの寄与を総和した全系のエネルギーは CDW の位置変化に対して必ず上昇する。すなわち自発的対称性の破れが起って CDW は局在化することになる。これは強いピン止めに対応する。

このようにしてピン止めされた安定配位のまわりでの CDW の微小振動を考え、単一サイト近似で周波数に依存する電気伝導度を計算してみると、従来の一次元モデルでは伝導度にギャップが生じることになっていたのに対し、三次元モデルではギャップは生じず、現象論で仮定される減衰調和振動子型である。こうしてこのモデルは実験事実を自然に説明できるばかりでなく、現象論で仮定されるパラメタ（CDW の減衰時間など）に対し微視的な表現を与えることができる。

また、有限の電場を加えたときの断熱ポテンシャルの構造から、CDW 全体としてピン止めのはずれる閾電場の値も求まり、これも現象論とよい一致を示している。このようにしてこのモデルは現象論を基礎づける微視的モデルの条件を満足していることがわかった。ただ、問題もあり、不純物濃度の低いとき CDW の減衰は比較的弱いという計算結果に対し、実験では減衰が強いことから、不純物濃度が低いという近似は必ずしも十分ではないということである。不純物間の相関を取入れて弱いピン止めの状況を考えると、このときも周波数に依存する伝導度は減衰振動子型になることは変りない。減衰の強弱が不純物ポテンシャルの強さや濃度にどのように依存するかが今後の検討課題である。

このようにして系の静的な性質がほぼ明らかになったので今後はピン止めのはずれるときダイナミクスを調べてゆきたい。このとき、不純物間の相互作用は重要な役割を果すはずであり、核生成—成長過程のようなものが関係してくるものと思われる。

27. 生物における電氣的散逸構造

九大・工 都 甲 潔 山 藤 馨

1. 序

車軸藻 (Chara, Nitella) は金魚藻によく似た淡水藻であり、その節間細胞は直径約 1 mm, 長さ 3~8 cm にも及ぶ巨大細胞である。細胞に光を照射すると、表面に沿って酸性とアルカ

り性の交互の領域から成る, いわゆる酸・アルカリバンドを呈する¹⁾。また表面電位や膜電位も同様のパターンを示す^{2,3)}。これらの事実は酸性領域からアルカリ性領域へプロトン (H^+) 電流が流れていることを示唆する。加えて酸性領域は伸長をするという報告⁴⁾があり, パターン形成は成長と密接な関係にあると思われる。しかしながら過去数多くの実験にもかかわらず, 酸・アルカリバンド形成の機構は明らかにされていない。

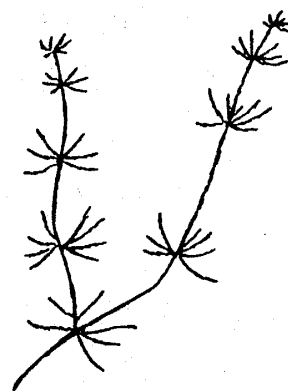


図1 車軸藻

そこで本研究ではこの現象に対し, 一つの理論モデル^{5,6)}を提出し, 酸・アルカリバンドが非平衡開放系で出現する散逸構造であることを示す。またこのような電流空間パターンを伴う構造が一般に多くの生物系でもみられる可能性を調べるため, 海藻カサノリ (Acetabularia) 及び豆の幼根で実験を行った。その結果, 車軸藻でみられるようなバンド状のパターンを観測することができ, 電流空間パターンの形成が成長を促進し, かつ成長につれてパターンが生み出されるという事実が判った。

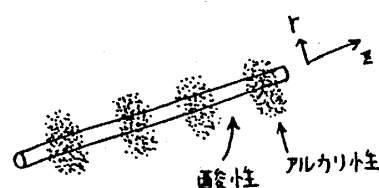


図2 酸・アルカリバンド

2. 理論モデル

今は, 表面でイオン輸送を行い円筒形状をした系を問題にしており, この系においては円周をとりまいて長軸方向にパターン化したバンド状パターンの方が, 円周及び長軸方向に対称性の低下をしたパターンよりも出現し易い⁷⁾。そこでここでは円周方向には一様とする。さて座標軸を図2のようにとり, H^+ 濃度を $n(r, z, t)$ とする。まず細胞内部と外部で次の拡散方程式が成立するとする。 D は拡散定数である。

$$\frac{\partial n}{\partial t} = D \left[\frac{1}{r} \frac{\partial}{\partial r} \left(r \frac{\partial}{\partial r} \right) + \frac{\partial^2}{\partial z^2} \right] n \quad (1)$$

次に膜面においては $H^+ - ATPase$ により H^+ が細胞外にくみ出され, 一方 H^+ はチャンネルを通して細胞内へ入り込む。前者は能動流束 J_a で, 後者は受動流速 J_p を生む。そこでこれらの流束に対し, $\Delta n = n_{es} - n_{is}$ を膜内外の H^+ 濃度差として

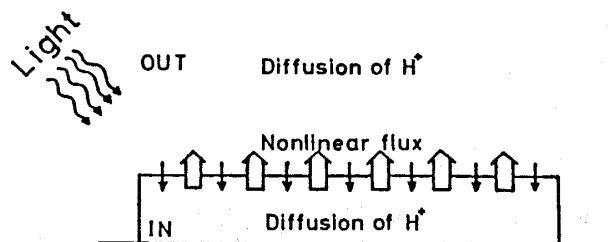


図3 モデル系

$$J_a = \frac{\alpha}{1 + \exp[(h - \Delta n)/r]}, \quad J_p = -p \Delta n \quad (2)$$

を仮定する。ここで α が最大能動流束で、 r 及び p は数値パラメータである。 J_a の表式は能動流束が Δn により活性化され、 h により抑制されることを意味している。 H^+ 濃度勾配が形成される程、 H^+ ポンプが活性化されるという正のフィードバックは二・三の実験事実^{8,9)}から支持される。抑制因子については、ADP がポンプ活性化を抑える¹⁰⁾ことから ADP を候補として挙げる事ができる。ここで一つの仮定として抑制因子の濃度 h は空間 z に依らず時間 t のみに依るとしよう。これは ADP が膜の裏面に多量に存在することを想定している。

次に光強度 I は分岐パラメータとしてとらえることができ、膜面にわたる J_a の全量が光強度に比例するとおくのが、無難な仮定と思われる。

$$\frac{1}{L} \int_0^L J_a \, dz = aI \quad (3)$$

ここで L が細胞長で、 a が数値パラメータである。また膜面における境界条件として流束の連続を採用する。

$$-D \left(\frac{\partial n_c}{\partial r} \right)_s = -D \left(\frac{\partial n_i}{\partial r} \right)_s = J_p + J_a \quad (4)$$

細胞両端は零流束境界条件とする。

このモデルは次の特徴をもつ： i) 細胞内外で成立する方程式(1) は線型で ii) 境界条件(4) は(2) を介して時間依存性かつ非線型である iii) 全流束は式(3) により光に規定される iv) 抑制因子濃度 h は空間に依らず時間のみに依る。

3. 数値計算結果

図 4 に A.D.I 法で解いた結果を示す。細胞表面の H^+ 濃度が高い領域で H^+ が流出し、低い領域へ流入し、その流束は特徴的な M 字形をしている。これらは確かに観測事実^{3,11)} を説明する。外液中の H^+ 濃度の等高線を基に流線を描いたのが図 5 である。

図 6 に分岐図を示す。光強度が低いときは一様解であるが、光強度がしきい値 I_c を越すとパターン解が出現する。また光強度の 1 サイクルの変化に対しヒステリシスを描くが、これも実験事実¹²⁾ を説明する。

次にパターンの動的性質に眼を向けよう。図 7 は突然光強度を上げたときの一様解からパターン解の出現を細胞表面の流束についてみたものである。最初、表面全体にわたり流束が

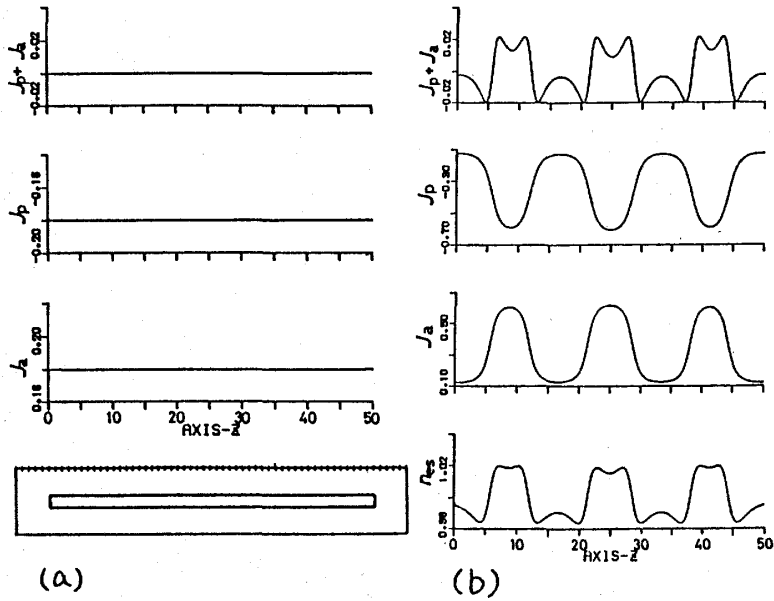


図4 一様解(a)とパターン解(b)⁵⁾。 $p=1$, $D=3$, $\alpha=0.75$, $r=0.153$, $a=1$, $R=0.85$, $L=50$ 。(a) $I=0.18$ (b) $I=0.30$ 。

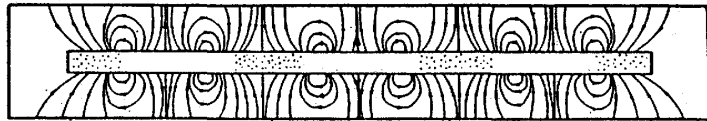


図5 細胞を取り囲む電流

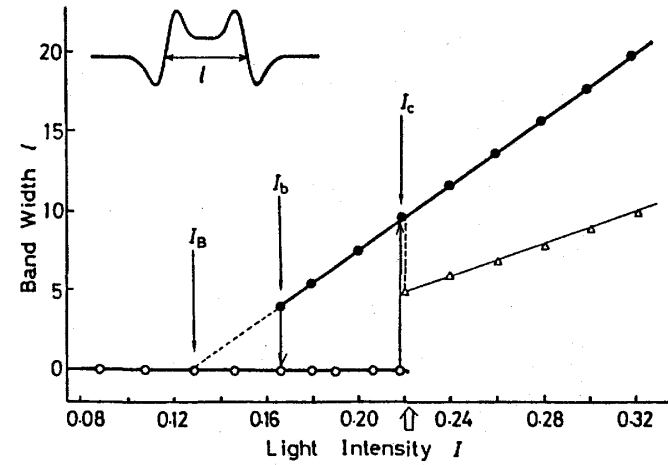


図6 分岐図⁵⁾。数値計算(\circ , \bullet , \triangle), 理論解析(—)。1個のバンドを有する解(\bullet) 2個のバンドを有する解(\triangle)

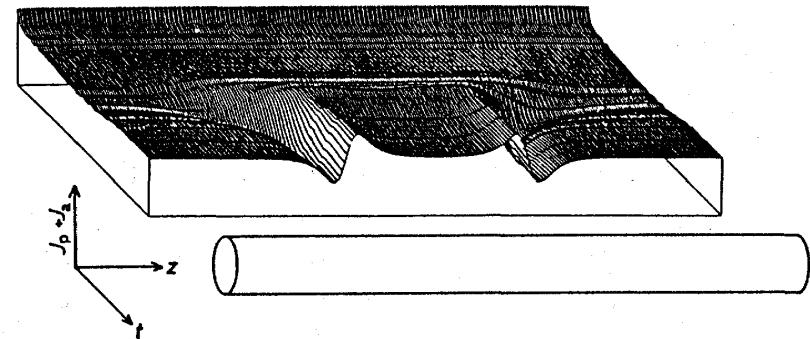


図7 パターン解の立ち上り。 $I=0.18$ から 0.28 に変えた際の膜面上流束の振舞⁵⁾

増え、その後中央部が盛り上り特徴的なM字形を形成するが、このような振舞は実験でも示唆されている。²⁾ 図8は最初10個存在していたバンドが時間と共に次々に消失し2個になる様子を示したもので、消失した8個は動的準安定状態^{13, 14)}にあったものと推察される。図9はパターンに及ぼす外部じょう乱の効果を示す。興味あることにじょう乱を加えられたバンドが消失し、他のバンドはそのままの位置で存続している。これは両端の境界条件が弱いことを意味し、事実両端を開放の境界条件に変えても同様のパターンが得られる⁵⁾。これらは幾つかの実験事実^{2, 10)}に定性的説明を与える。また現モデルを若干修正することにより、原形質流動やpH値の定量的説明を与えることも可能である。¹⁵⁾ つまり確かに今の系は時間依存性の非線型境界条件を有する系として理解できる。

4. 理論解析

分岐点 I_c は次式で与えられる。⁵⁾

$$I_c = \left\{ \alpha - \sqrt{\alpha^2 - 4r\alpha \left[p + \left(\frac{k\pi}{L} \right)^2 \frac{DR}{2} \right]} \right\} / 2a ; k \text{ 整数, } R \text{ 細胞半径} \quad (5)$$

この式は光強度を減らすとバンドの数が減ること ($k = 2n$ が n 個のバンド) 及び細胞長 L が短いとパターンが出現し得ないことを示唆するが、これは観測事実^{8, 12)}と符号する。

系の局所ポテンシャルは次式で与えられる。

$$\begin{aligned} \Phi = 2\pi R \int_0^L \phi \, dz ; \quad \phi = \frac{p}{2} (\Delta n)^2 + \alpha (h - \Delta n) \\ - r \Delta n \ln \left[1 + \exp \frac{h - \Delta n}{r} \right] + \frac{p}{2} \left(\frac{k\pi}{L} \right)^2 R K_1 I_1 (\Delta n - \Delta n^0) - a I h \end{aligned} \quad (6)$$

ここで K_1 と I_1 は1次の変形 Bessel 関数で、 Δn^0 は Δn の一様定常解である。分岐は単位長局所ポテンシャル ϕ により記述される (図10)。すなわちあたかも1次相転移のように ϕ の平坦化に伴い一様解が不安定化して、他の解 (パターン解) へ移る。パターン解は極小値が等しい ϕ で記述されており、これは平衡系の相分離を想起させる。図6に示した実線は ϕ による理論値である。加えて実験及び理論でみられるヒステリシスは逡減摂動法¹⁶⁾を用いた逆分岐に対する理論¹⁷⁻¹⁹⁾で説明可能である。

5. カサノリ及び豆の幼根におけるパターン形成

図11は単細胞海藻カサノリに Ca^{2+} 処理した際のバンド状パターンの出現を示している。⁷⁾ これは Ca^{2+} と膜との電気化学的相互作用²⁰⁾を介して膜のイオン輸送系に影響を及ぼした結果と

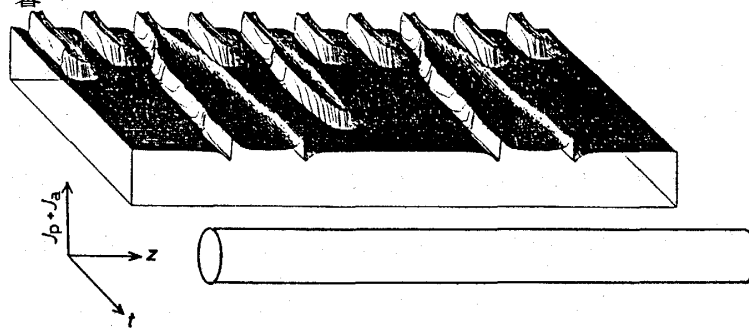


図8 10個のバンドを有するパターンから2個のバンドを有するパターンへの移り変わり⁵⁾

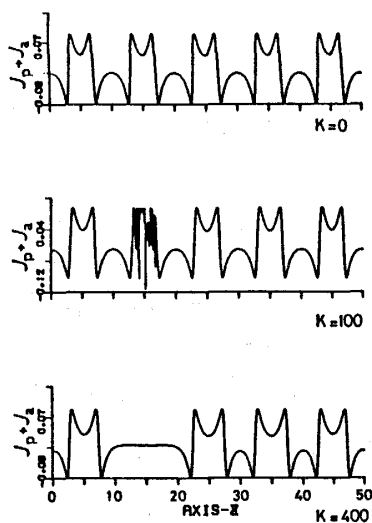


図9 外部じょう乱の効果⁵⁾

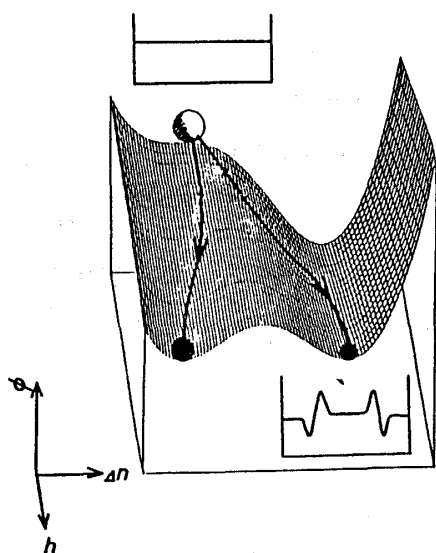


図10 単位長局所ポテンシャルによる分岐の記述⁵⁾

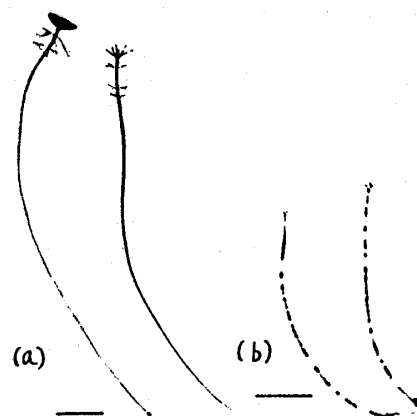


図11 カサノリ (a) とバンド状パターン (b)。横棒 (—) は 5mm。⁷⁾

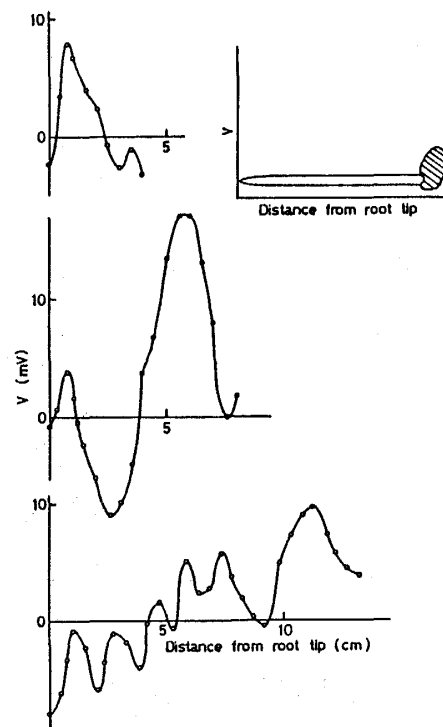


図12 電位空間パターンの出現順に1日後の測定。^{6, 21)}

思われるが、詳細な理論解析は今後の課題である。

図 12 に豆の幼根の伸長と共に現れるかなり巨視的な表面電位のパターンを示す。²¹⁾ 根の対面の電位も同様のパターンを呈し、根のまわりをとり囲むバンドであると結論できる。

図 13 は根のまわりの pH である。pH 分布もやはりバンド状パターンをしている。一般に酸性領域は先端部では伸長帯に相当し、既長帯ではひげ根等が発育しているが、pH 分布と表面電位パターン及び伸長との関連は今後の研究課題の一つである。しかしながら、根の伸長帯と既長帯を電氣的に絶縁すると根の伸長がおそくなる^{6, 21)}

ことから、電流空間パターンと根の伸長とはかなり密接な関係にあると想像される。

図 14 は根の近傍に電極を 1.5 mm 間隔で並べて表面の電位を測定した結果である。²²⁾ この空間同時測定

データのデータは根が自励発振をしながらパターンを長時間保持していることを示している。興味あることに伸長帯と既長帯の振動の位相は 180° 反転している。自励発振は膜構造とイオン流束の非線型結合に起因すると思われる、簡単なモデル系で自励発振の存在が示されている。²³⁻²⁵⁾ また先端部に注目したさらに詳細な測定では、パターンが既存のパターンに順次付加されていくことが示唆される。これは Liesegang 環でみられる事実²⁶⁾ とよく似ている。

6. ま と め

本研究で調べた電位空間分布は、海藻フークス (Fucus) の仮根形成の際にもみられ、²⁷⁾ この系では電氣的極性が形態学的極性を決め、一種の逆分岐現象であることが示されている。^{28, 29)} 以上のように電気現象は成長と何らかの因果関係をもっていることが期待される。最近の非平衡熱力学の発展や、ここで紹介したような空間同時測定装置の開発等により、成長をかな

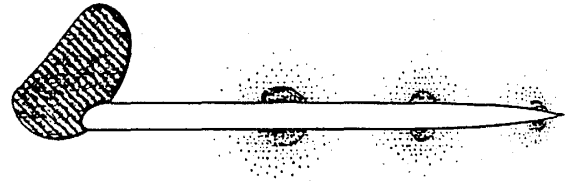


図 13 根のまわりの pH 分布。黒い領域が酸性部。

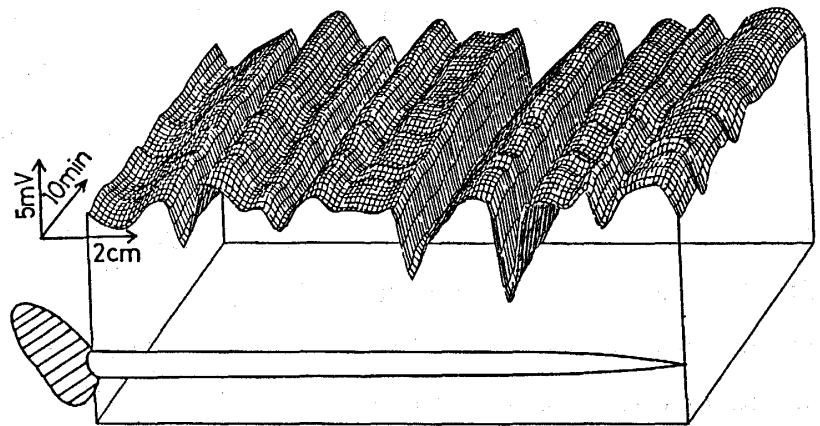


図 14 表面電位の空間同時測定²²⁾

り巨視的レベルから非平衡開放系における自己組織化現象として把握することが可能となっており、今後さらに詳細な実験及び理論解析を検討中である。

References

- 1) D. J. Spear, J. K. Barr & C. E. Barr, *J. Gen. Physiol.* **54** (1969) 397.
- 2) K. Ogata, *Plant Cell Physiol.* **24** (1983) 695.
- 3) N. A. Walker & F. A. Smith, *J. Exp. Bot.* **28** (1977) 1190.
- 4) J. P. Métraux, P. A. Richmond & L. Taiz, *Plant Physiol.* **65** (1980) 204.
- 5) K. Toko, H. Chosa & K. Yamafuji, *J. Theor. Biol.* (1985) in press.
- 6) K. Toko & K. Yamafuji, *The Theory of Dynamic Structures and Its Applications to Nonlinear Problems* (Kawakami, H. ed. 1984) p. 228 Singapore, World Sci.
- 7) K. Toko, S. Iiyama & K. Yamafuji, *J. Phys. Soc. Jpn.* **53** (1984) 4070.
- 8) K. Ogata, T. C. Chicott & H. G. L. Coster, *Aust. J. Plant Physiol.* **10** (1983) 339.
- 9) N. A. Walker, F. A. Smith & I. R. Cathers, *J. Memb. Biol.* **57** (1980) 51.
- 10) P. T. Smith & N. A. Walker, *J. Memb. Biol.* **60** (1981) 223.
- 11) W. J. Lucas & R. Nuccitelli, *Planta* **150** (1980) 120.
- 12) W. J. Lucas, *J. Exp. Bot.* **26** (1974) 347.
- 13) K. Toko, J. Nitta & K. Yamafuji, *J. Phys. Soc. Jpn.* **50** (1981) 1343.
- 14) K. Binder, *Phys. Rev.* **8** (1973) 3423.
- 15) 帖佐, 都甲, 山藤, *九大工学集報* **57** (1984) 813.
- 16) Y. Kuramoto & T. Tsuzuki, *Prog. Theor. Phys.* **55** (1976) 356.
- 17) K. Yamafuji, K. Toko, J. Nitta & K. Urahama, *Prog. Theor. Phys.* **66** (1981) 143.
- 18) K. Toko, J. Nitta, K. Urahama & K. Yamafuji, *Elec. Comm. Japan* **64** (9) (1981) 1.
- 19) K. Yamafuji, K. Toko & K. Urahama, *J. Phys. Soc. Jpn.* **50** (1981) 3819.
- 20) K. Toko & K. Yamafuji, *J. Theor. Biol.* **99** (1982) 401.
- 21) S. Iiyama, K. Toko & K. Yamafuji, *Biophys. Chem.* (1985) in press.
- 22) 林, 都甲, 山藤, *九大工学集報* (1985) in press.
- 23) K. Toko, K. Ryu, S. Ezaki & K. Yamafuji, *J. Phys. Soc. Jpn.* **51** (1982) 3398.
- 24) K. Toko, M. Tsukiji, S. Ezaki & K. Yamafuji, *Biophys. Chem.* **20** (1984) 39.
- 25) K. Toko, M. Nosaka, M. Tsukiji & K. Yamafuji, *Biophys. Chem.* (1985) in press.
- 26) 甲斐, *応用物理* **54** (1985) 19.
- 27) L. F. Jaffe, *Adv. Morphogenesis* **7** (1968) 295.
- 28) 都甲, 山藤, *生物物理* **23** (1983) 76.

29) K. Toko & K. Yamafuji, J. Phys Soc. Jpn. 51 (1982) 3049.

28. せん毛メタクロナル波の生成機構

東京大・薬 山口 陽 子

生物の生物らしさはその自律性と調和性にある。そうした性質の一つである種々の生物リズムは引き込み現象によって調和性を生み出している。引き込み現象とは、リズム的な性質を持つ要素の集合が、本来個々に周期が異なっている場合でも全体として統一のとれたリズムを自己組織する現象である。せん毛メタクロナル波はその興味深い一例である。せん毛は原生生物の運動や粘液の輸送を司るオルガネラで、19世紀末にその協同的な運動パターンがメタクロナル液として観察された。せん毛は個々に周期的波打ち運動をするがせん毛集団としては同期的、一定位相差を保って細胞表面では運動パターンの波が伝播して見える。せん毛集団が示すこの動的パターンをメタクロナル波と言い、せん毛運動一般に共通した性質である。メタクロナル波の生成を統一的に説明する理論は未だ無いが、現在重要な実験的知見は次の3点である。

- 1) せん毛間相互作用は流体の粘性を介する。
- 2) 特定のペースメーカーは存在しない。
- 3) せん毛運動の一周期は有効打と回復打という二つの部分からなり、メタクロナル波の伝播方向は回復打の方向と一致する。

せん毛とべん毛とは分子構造的にも運動形態としても同等とみなすことができる。べん毛でも二匹集まると互いに波打ちリズムが同期することが知られている。そこでせん毛とべん毛に共通した力学モデルを構成し、その集団の流体力学的相互作用を検討する。

せん毛/べん毛運動の理論モデル

仮定 1) ダイニン・チューブリン (DT) の滑り運動による能動的な力の発生は、共通のメカニズムとされる筋肉の知見も合わせて、滑り座標 (DT間の相対距離の変化) の関数として与える。

仮定 2) せん毛内部の能動的な滑り、せん毛の弾性力、及び流体の抵抗に由来するモーメントの釣合いを仮定する。

仮定 3) 流体の影響は Gray-Hancock の近似で粘性項のみとする。